



TITLE:

アカマツ・ヒノキ天然林における 下層樹木の種構成と多様性

AUTHOR(S):

寄元, 道德; 武田, 博清

CITATION:

寄元, 道德 ...[et al]. アカマツ・ヒノキ天然林における下層樹木の種構成
と多様性. 京都大学農学部演習林報告 1992, 64: 27-41

ISSUE DATE:

1992-12-21

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/192029>

RIGHT:

アカマツ・ヒノキ天然林における下層樹木の種構成と多様性

寄元 道德・武田 博清

Species composition and diversity of understory woody plants
in a natural *Pinus densiflora* - *Chamaecyparis obtusa* forest of Kyoto

Michinori SAKIMOTO and Hiroshi TAKEDA

要 旨

マツ枯れの発生による攪乱を受けてきたアカマツ・ヒノキ天然林において、下層を構成している樹木群の種構成と種多様性を調べた。この混交林では、アカマツ林からヒノキ林に向けて下層には光勾配が形成されていた。また、林床には攪乱頻度の勾配を表す指標になると考えられるマツ枯れ木の切株が残されていたことから、この二つの勾配に対して、下層樹木の個体群あるいは群集がどのような反応を示しているのか、灌木層 ($30 < H \leq 450 \text{ cm}$) と林床層 ($H \leq 30 \text{ cm}$) に分けて解析した。

林床層の種多様性は、林冠木が形成している光勾配に対しては一定値を保つ傾向を示したが、攪乱勾配に対しては減少傾向を示した。これは、攪乱発生にともなうウスノキが急激に増加したためであった。一方、灌木層の種多様性は、光勾配、攪乱勾配のいずれに対しても一定値を保つ傾向を示した。この傾向は、灌木層を構成する殆どの樹種が二つの勾配上において一定密度を保持する傾向を見せるために引き起こされていることが明らかになった。

二つの勾配に対する林床層と灌木層の個体群あるいは種多様性の反応の違いを、樹冠形態の可塑性や樹高などのサイズに表される体制との関連から考察した。

は じ め に

わが国におけるアカマツ林の分布は広く本州、四国、九州にまたがっており、植物社会学的研究 (1) や遷移過程に関する研究 (2) などが行われてきている。また、西南地方に始まったマツノザイセンチュウによるマツ枯れが全国的に見られるようになって以来、マツ枯れ後の植生変化を扱った研究がなされ、それぞれの地域の植生構造や遷移過程などが明らかにされてきている (3, 4)。さらに、京都市周辺を含む近畿・中国地方の丘陵地には、アカマツとヒノキの混交林が広がっており (5, 6)、この森林の遷移過程の推測 (7) や林冠木種の物質生産を中心にした生産生態学的な研究 (8, 9) がいくつか行われてきている。こうした研究によってアカマツ林の構造や動態について明らかにされてきている面もあるが、同じアカマツ林とは言え、地域あるいは林分によって植生変化や構造は異なっていることを示しており、さらに広範な地域あるいは詳細な研究の必要性を示唆している。

アカマツ・ヒノキ混交林においては、マツノザイセンチュウによるマツ枯れの発生にともなう林冠にギャップが形成されるが、林冠下に控えているヒノキの急成長によって修復され閉鎖して

いる林分が多いために、アカマツとヒノキがモザイク状に分布している。アカマツとヒノキの樹冠下の光環境は異なるために、この混交林の林冠下にはアカマツ林からヒノキ林に向けて光勾配が形成されている可能性がある。また、今回調べた林分ではマツ枯れによって形成された林冠疎開部は既に修復されてはいるものの、10年足らずしか経過しておらず、下層樹木群集に何らかの影響が残されている可能性もある。

そこで、本研究では、アカマツ・ヒノキ混交林におけるアカマツとヒノキの混交比勾配に対する下層樹木の反応と過去に発生したマツ枯れの頻度に対する反応を個体群と群集のレベルから解析した。また、手間がかかり過ぎるという理由から、これまで対象から外されることの多かった林床層の植物群も併せて解析することによって、アカマツ・ヒノキ林の下層樹木群の詳細な構造的な特徴をつかむことを目的として行った。

なお、調査を行った際、上賀茂試験地の職員の皆様にご協力を頂いた。また、岩坪五郎教授には多くの助言を頂いた。ここに記して感謝の意を表します。

調査地と方法

1. 調査地

本研究は京都市近郊にある京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地（面積51.2 ha、標高120～220m）の天然生アカマツ・ヒノキ林において行われた。土壌は、古生層に属するチャートを主体とした母岩の風化物からなり、斜面上部から斜面下部に向かってB_B型からB_D型に変わる。年平均降水量と平均気温は、それぞれ1,398mmと15℃である。調査地の森林は、先の世界大戦前後に伐採の後、放置され天然更新したものである（7）。この森林の上層木はアカマツとヒノキからなり、樹高は12～13である。アカマツとヒノキの密度は斜面上部から斜面下部に向かい低くなる傾向を示す。

2. 植生調査

14個の調査プロットの大きさは12×12m（水平距離）であり、いずれも斜面上部に設置された。上層木は、胸高直径10cm以上のものとした。上層木の混交比は以下に示す式により計算された。
混交比＝（ヒノキの胸高断面積合計/アカマツとヒノキの胸高断面積合計）
下層植生は、この森林において下層を形成している樹木のうち、優占的な種の樹高頻度分布をもとに、灌木層（30<H≤450cm）と林床層（H≤30cm）に分けた。灌木層については、種名、地上茎の地際直径と樹高を記録した。林床層の地上茎については、種名と高さを記録した。

3. 多様性解析

種多様性（H'）の解析には、以下のShannon-Weaner式を用いた。

$$H' = - \sum P_i \log_2 P_i,$$

P_i：一つのプロットに存在する種の全個体数に対するi番目の種の個体数比率。

一様性の解析には、以下の式を用いた。

$$J' = H' / \log_2 S, (\log_2 S = H'_{\max})$$

J'はあるプロットにおいて出現する種数が示す最大種多様性（＝H'_{\max}）に対する観察された種多様性の比率。S：プロット内（12×12m）に出現する種数。

4. 種構成の類似度

種構成の類似度の解析には、以下に示すMorisita（10）のC_s指数を用いた。

$$C_i = \frac{2 \sum n_{1i} \cdot n_{2i}}{(\lambda_1 + \lambda_2) \cdot N_1 \cdot N_2}, \quad 0 \leq C_i \leq 1$$

$$\lambda_1 = \frac{\sum n_{1i} (n_{1i} - 1)}{N_1 (N_1 - 1)}, \quad \lambda_2 = \frac{\sum n_{2i} (n_{2i} - 1)}{N_2 (N_2 - 1)}$$

C_i 値は群集 1 と群集 2 が同一の場合にはほぼ 1 となり、群集 1 と群集 2 の間に共通種が存在しない場合にはゼロとなる。 N_1, N_2 : 林分 1 と林分 2 における総地上茎数。 n_{1i}, n_{2i} : 林分 1 および林分 2 における種 i の地上茎数。

5. 光環境の測定

光環境は、1986年3月の曇天日に Minolta 製の照度計（デジタル照度計 T-1）で測定した。測定位置は下層植生のほぼ上方に位置する地上 4 m の高さで測定した。測定点は各プロット 36 点である。オープンサイトと林内それぞれにおいて同時に測り、36 点の百分率比をもとに各プロットの平均値を求め、相対照度とした。

6. 切株数（攪乱勾配）の測定

この森林においては、マツノザイセンチュウによりマツ枯れが発生するために、枯死個体は人為的に伐出される。マツ個体の伐採によって林冠層に疎開部が形成されるが、プロット設定時、調査プロットの林冠層は十分に閉鎖していた。しかし、腐朽の程度が類似した切株が林内に見られたことから、過去に発生したマツ枯れにともなう伐開の影響が下層植物個体群に残されている可能性がある。そこで、攪乱の指標として切株数（地上 20 cm の高さにおける直径が 10 cm 以上の個

Table 1. Basal area and density of overstory trees (DBH \geq 10 cm) and site descriptions.

Plot	Basal area (m^2ha^{-1}) and Density* (stems/144 m^2)		Total basal area (m^2ha^{-1})	Mixing-ratio ^{a)}	RLI ^{b)} (%)	No. of ^{c)} stumps
	<i>Pinus densiflora</i>	<i>Chamaecyparis obtusa</i>				
1	35.77 (25)	0.00 (0)	35.77	0.00	19.1	1
2	32.51 (20)	9.04 (4)	41.55	0.22	15.3	2
3	33.62 (23)	11.11 (11)	44.73	0.25	14.2	1
4	17.88 (10)	8.87 (6)	26.75	0.33	15.1	1
5	19.73 (6)	18.19 (10)	37.92	0.48	8.0	4
6	23.11 (12)	23.38 (21)	46.49	0.50	8.5	7
7	19.04 (8)	29.43 (15)	48.47	0.61	10.4	2
8	15.16 (6)	28.89 (19)	44.05	0.66	5.7	4
9	17.44 (6)	33.27 (19)	50.71	0.66	6.3	2
10	14.65 (5)	41.13 (25)	55.78	0.74	9.2	7
11	7.35 (2)	22.11 (12)	29.46	0.75	8.3	3
12	8.28 (5)	30.39 (28)	38.67	0.79	7.0	6
13	0.00 (0)	40.15 (19)	40.15	1.00	5.8	3
14	0.00 (0)	34.60 (17)	34.60	1.00	5.6	1

* The number of stems of overstory trees per 144 m^2 is given in parentheses.

a) Mixing-ratio = (Basal area of *C. obtusa*) / (Total basal area of overstory trees)

b) relative light intensity.

c) the number of stumps greater than 10 cm in diameter at base

体)を用いた。

結 果

1. 調査プロットの上層木の胸高断面積合計, 立木密度, そして林況記載

Table 1に調査プロットの林分概況を示した。14個のプロットは, アカマツとヒノキの胸高断面積にもとづいて計算された混交比によって序列してある。胸高断面積合計はプロット間で異なり, 26.75m²/haから55.78m²/haまで変化し, その平均は41.08m²/haであった。林冠下の相対照度はアカマツ純林下の19.1%からヒノキ純林下の 5.7%まで変化し, 混交比の増加にともない有意に減少する傾向を示した ($r_s = -0.808$, $p < 0.01$; Spearman's rank correlation test)。切株数はプロット間で異なり, 1本から7本まで変化した。混交比勾配と切株数 (攪乱勾配) の

Table 2. Species composition of the ground layer (height \leq 30cm) along the mixing-ratio gradient.

Species	Plot														Total Percent	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		(%)
<i>Vaccinium hirtum</i>	14	16	13	79	29	444	279	126	369	507	337	199	12	12	2436	35.6
<i>Evodiopanax innovans</i>	129	45	9	74	1	20	77	26	29	100	59	20	1	11	601	8.8
<i>Rhus trichocarpa</i>	27	18	10	10	3	54	118	60	77	17	158	7	8	17	584	8.5
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	3		5	26		11	25	2		1	424				497	7.3
<i>Rhododendron macrosepalum</i>		3	2	10		5	142	2	17	5	139				325	4.8
<i>Smilax china</i>	53	36	8	16	3	18	55	9	30	7	49	8	9	9	310	4.5
<i>Rhododendron reticulatum</i>	3	7	5	12		49	87	5	1	3	88				260	3.8
<i>Quercus glauca</i>	29	14	5	12	4	13	34	30	26	6	16	4	25	24	242	3.5
<i>Acanthopanax</i>																
<i>sciadophylloides</i>	15	6	1	1	1		19	27	18	6	64	4	7	11	180	2.6
<i>Ilex pedunculosa</i>				1	14	17	56	2	5	9	55	2			161	2.4
<i>Cleyera japonica</i>	4	2	1	26		2	78		6	2	16	1	11		149	2.2
<i>Pieris japonica</i>	2	2	1	11		37		12	10	36	109	9		1	149	2.2
<i>Vaccinium bracteatum</i>	7	4	4	9	5	2	11	36	16	10	7	7	14	5	137	2.0
<i>Camellia japonica</i>	1		24	7	3	6		27	18	5		3	1	13	108	1.6
<i>Eurya japonica</i>	4	8	8	22	1	3	9	8	12	4	21		5	1	106	1.6
<i>Ilex crenata</i>	19		20	16			4	1	2	4	2	6	4	11	89	1.3
<i>Abelia spathulata</i>	29					2	13	2		5	24		6		81	1.2
<i>Vaccinium smallii</i>								11	65	4					80	1.2
<i>Lyonia ovalifolia</i>		2		4			10		11	5	30				62	0.9
<i>Vaccinium japonicum</i>		1				23	18	2	1	6					51	0.7
<i>Ardisia japonica</i>		3					35				3				41	0.6
<i>Castanopsis cuspidata</i>	6	11					4	5	1		7		2	1	37	0.5
<i>Quercus serrata</i>	12	5	1		1			1	1		12		2	1	36	0.5
<i>Parapyola asiatica</i>	1					1	11		4	10	1		1		29	0.4
<i>Photinia glabra</i>	1		2				5		1	1		2			12	0.2
<i>Clethra barbinervis</i>						1		2	7	1	1				12	0.2
<i>Camellia sinensis</i>							1						6	4	11	0.2
<i>Prunus Grayana</i>	2				2		1	2	2	1					10	0.1
<i>Piñus densiflora</i>										7					7	0.1
<i>Vaccinium Oldhamii</i>	1	1									4				6	0.1
<i>Osmanthus heterophyllus</i>						1		2	1	2					6	0.1
<i>Lindera umbellata</i>							1		1		4				6	0.1
<i>Castanea crenata</i>							3				1				4	0.1
<i>Diospyros kaki</i>									3						3	0.0
<i>Ilex macropoda</i>								1	2						3	0.0
<i>Symplocos prunifolia</i>								1				1			2	0.0
<i>Illicium anisatum</i>								1							1	0.0
<i>Cinnamomum Camphora</i>								1							1	0.0
<i>Daphniphyllum macropodum</i>														1	1	0.0
Total	362	184	120	349	53	709	1096	404	736	764	1631	273	114	122	6836	100.0

Blanks indicate null. The numbers of aboveground stems per plot are shown. Current-year seedlings were ignored.

関係は有意でなかった ($p>0.05$)。相対照度と攪乱勾配の関係も有意でなかった ($p>0.05$)。したがって、混交比勾配と攪乱勾配とは独立な要因であることが明かになった。

2. 林床木層

2.-1. 種構成及び類似度

Table 2 に、林床木層の種構成を示してある。14プロット全体で、39種が出現し、6,836本の地上茎が見られた。最も優占的な種はウスノキ (*Vaccinium hirtum*) であり、全体の35.6%を占め、以下タカノツメ (*Evodiopanax innovans*)、ヤマウルシ (*Rhus trichocarpa*)、ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*)、モチツツジ (*Rhododendron macrosepalum*)、サルトリイバラ (*Smilax china*)、コバノミツバツツジ (*Rhododendron reticulatum*)、アラカシ (*Quercus glauca*)、そしてコシアブラ (*Acanthopanax sciadophylloides*) と続き、これら9種で全体の約80%を占めた。

Table 3 は、Morisita (10) の C_x 指数解析法によって求めたプロット間の種構成の類似度を示したものである。 C_x 値は0.1603から0.993 まで変動し、その平均値と変動係数は0.568と39.8%であった。この結果から、林床木層の種構成の比率はプロット間でかなり異なっていることが

Table 3. Similarity values between plots for the ground layer.

plot	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	-	.9174	.4565	.6923	.2067	.1603	.3903	.3839	.2320	.2456	.2547	.1803	.4032	.5982
2		-	.5133	.7475	.3571	.2952	.5742	.5424	.3823	.3269	.3745	.2766	.5249	.6804
3			-	.6346	.4267	.3344	.5098	.6086	.4146	.3149	.4376	.3015	.4819	.7528
4				-	.6424	.6000	.8024	.7425	.6661	.6295	.6764	.5654	.4883	.5666
5					-	.9728	.7117	.8742	.9837	.9555	.5437	.9571	.4698	.4511
6						-	.6856	.7712	.9524	.9777	.5529	.9786	.3090	.3185
7							-	.8154	.7603	.6364	.7181	.5987	.5167	.5277
8								-	.8810	.7359	.6318	.7073	.6396	.7234
9									-	.9307	.5839	.9177	.4096	.4384
10										-	.4987	.9930	.2776	.3015
11											-	.4711	.3241	.3748
12												-	.2813	.2879
13													-	.8486

Plots are arranged along the mixing-ratio gradient.

示唆された。

2.-2. 多様性

Fig. -1 は、光勾配を示す混交比勾配上における種多様性 (H')、一様性 (J')、そして種数 (S) の変化を示したものである。 H' は1.73から3.61 まで大きく変動し、その平均値は3.03であった。 J' は0.43から0.88 まで変動し、その平均値は0.71であった。種数は11から28まで変動し、その平均値は20であった。つぎに、攪乱勾配上における多様性の変化をみると (Fig. -2), 種多様性 ($r_s = -0.616$, $p < 0.05$) と一様性 ($r_s = -0.724$, $p < 0.05$) が攪乱頻度の増加にともなって有意に減少する傾向を示したが、種数に関しては増減傾向が見られなかった。

種多様性指数は一様性指数と種数の二つの属性からなる。そこで、種多様性の変動の原因を探るために、種多様性と一様性、種多様性と種数との相関関係を調べた。その結果、種多様性と一

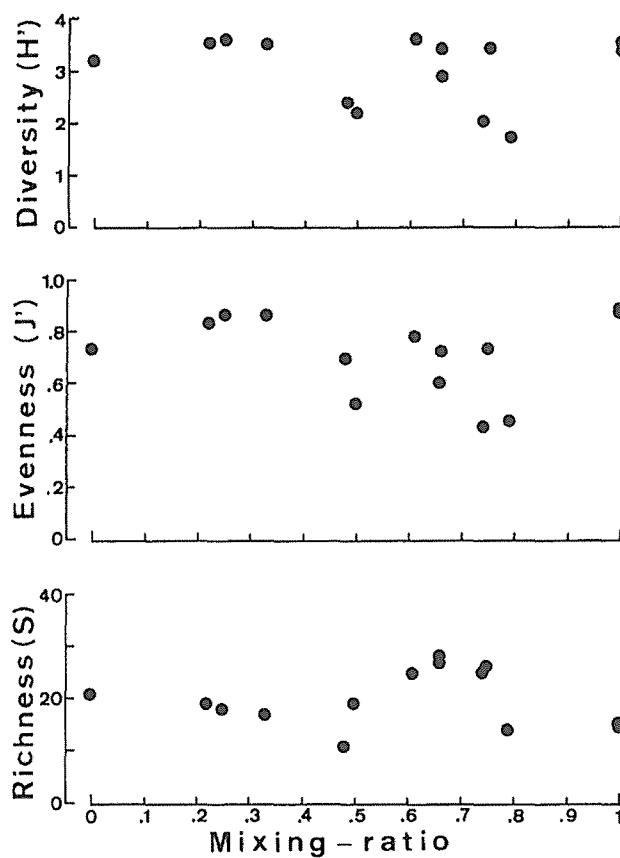


Fig. -1 Changes in diversity (H'), evenness (J'), and species richness (S) in the ground layer along the mixing-ratio gradient.

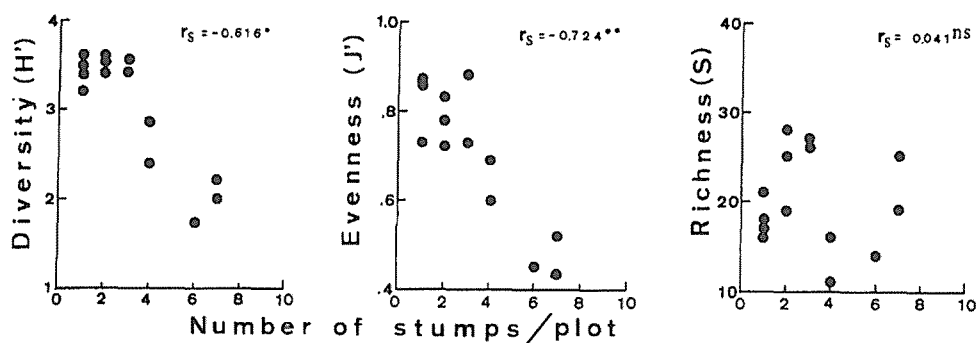


Fig. -2 Changes in diversity, evenness, and species richness in the ground layer along the disturbance gradient.

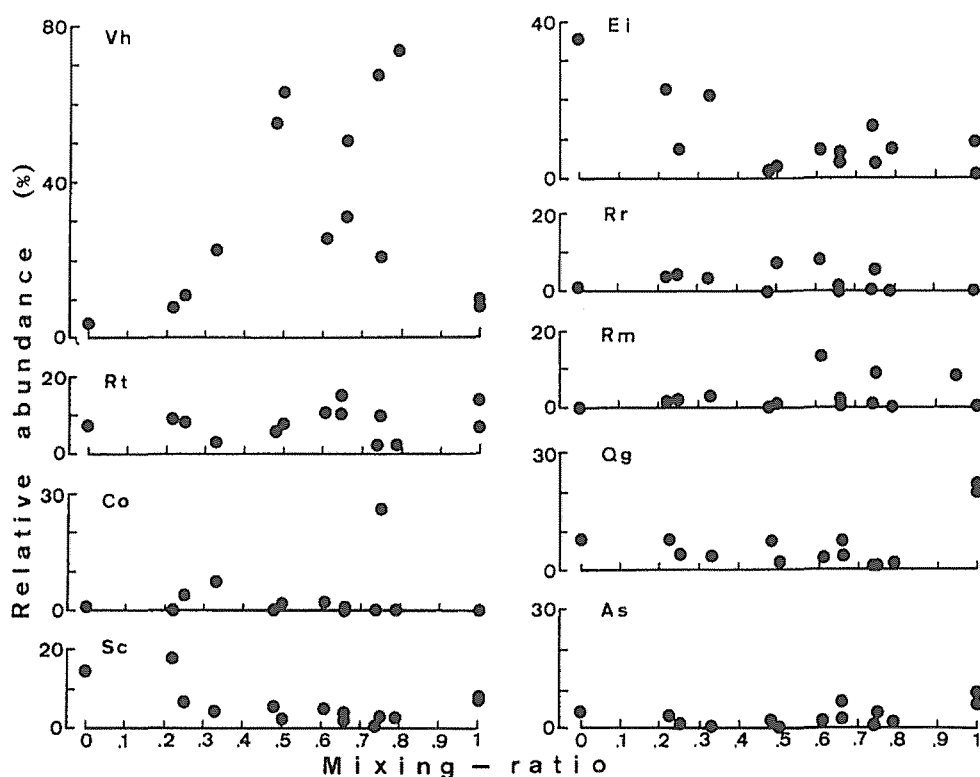


Fig. -3 Population responses of nine species in the ground layer along the mixing-ratio gradient. Vh : *Vaccinium hirtum*, Rt : *Rhus trichocarpa*, Sc : *Smilax china*, Rr : *Rhododendron reticulatum*, Rm : *Rhododendron macrosepalum*, Co : *Chamaecyparis obtusa*, Ei : *Evodiopanax innovans*, Qg : *Quercus glauca*, As : *Acanthopanax sciadophylloides*

様性は有意な相関関係を示した ($r_s = 0.798$, $p < 0.01$) が、種多様性と種数とは有意な相関関係を示さなかった ($p > 0.05$)。

以上から、林床木層の種多様性は、プロット間でかなり変動することが分かった。種多様性は、混交比勾配にかかわらず一定した値を示したが、攪乱勾配に対しては有意な減少傾向を示したことから、多様性指数の変動の原因は攪乱であることが明かになった。さらに、種多様性と一様性のみに相関関係が認められたことから、種多様性の変動は、それぞれのプロットを構成する種間における地上茎数の配分比率が変化することによって引き起こされていることが明らかになった。

2. -3. 個体群の反応

混交比勾配上における種個体群の反応を調べるために、混交比勾配上における上位9種の相対頻度の変化を示した (Fig. -3)。優占種であるウスノキ (Vh) は3.9%から72.9%まで大きく変動した。サルトリイバラ (Sc) とタカノツメ (Ei) は、混交比勾配上において有意に減少する傾向を示した ($p < 0.05$)。ヤマウルシ (Rt)、コバノミツバツツジ (Rr)、モチツツジ (Rm)、

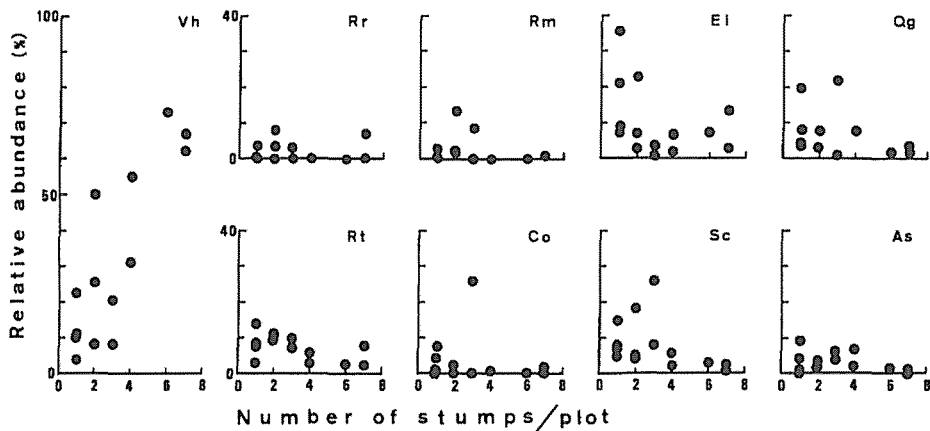


Fig. - 4 Population responses of nine species in the ground layer along the disturbance gradient.
Abbreviations of plant names are the same as in Fig. - 3.

そしてヒノキ (Co) は混交比勾配上において傾向を示さなかった。つぎに、攪乱勾配上における個体群の反応を見ると (Fig. - 4), ウスノキ (Vh) ($r_s = 0.745$, $p < 0.01$) が攪乱勾配に対して有意な増加傾向を示し、サルトリイバラ (Sc) ($r_s = -0.663$, $p < 0.01$) とタカノツメ (Ei) ($r_s = -0.48$, $p < 0.05$) が有意な減少傾向を示した。他の 6 種は増減傾向を示さなかった。

Table 4 は、各プロットにおける種多様性指数 (H') とそれぞれの種個体群の実数密度、そして H' と相対密度との関係を優占種 9 種について示したものである。ウスノキのみが相対密度と実数密度双方に対して、有意な負の相関関係を示した。他にモチツツジ、サルトリイバラ、コバノミツバツツジ、そしてアラカシが相対密度についてのみ有意な相関関係を示した。

Table 4. Spearmann's rank correlation coefficients between diversity (H) and relative abundance (r_r), and between diversity and abundance (r_a) for nine species in the ground layer.

Species	r_r	r_a
<i>Vaccinium hirtum</i>	-0.675**	-0.458*
<i>Evodiopanax innovans</i>	0.108	0.029
<i>Rhus trichocarpa</i>	0.451	0.220
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	0.392	0.353
<i>Rhododendron macrosepalum</i>	0.511*	0.299
<i>Smilax china</i>	0.534*	0.430
<i>Rhododendron reticulatum</i>	0.490*	0.451
<i>Quercus glauca</i>	-0.478*	-0.121
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	-0.224	0.344

Significance level : $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

林床木層の多様性は、攪乱の発生に大きく影響を受けて形成され、各プロットを構成する種間の個体数の配分率の変化により引き起こされていることを先に示した。低い類似度指数の平均値と高い変動係数に示されたように、攪乱に対するウスノキの突発的で劇的な増加が、プロットを

構成する種間の地上茎の配分率に大きな偏りを引き起こすために、種多様性の低下につながったことが明らかになった。

Table 5. Species composition of the shrub layer ($30 < \text{height} \leq 450 \text{cm}$) along the mixing-ratio gradient.

Species	Plot														Total	Percent (%)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		
<i>Eurya japonica</i>	75	79	164	231	34	115	84	35	42	98	91	39	167	41	1295	23.7
<i>Rhododendron reticulatum</i>	34	60	107	100	23	124	107	61	35	80	65	78	45	24	943	17.3
<i>Cleyera japonica</i>	29	61	45	108		46	130	7	22	77	36	19	135	44	759	13.9
<i>Lyonia ovalifolia</i>	42	94	42	102	11	25	53	20	3	8	6	9	11	3	429	7.9
<i>Vaccinium hirtum</i>	1	1	9	40	30	31	5	20	57	108	21	14	11	4	352	6.5
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	2	5	43	55	20	36	77	18	3	9	43	3	6	9	329	6.0
<i>Rhus trichocarpa</i>	9	10	23	28	9	14	31	19	26	28	26	9	14	7	253	4.6
<i>Rhododendron macrosepalum</i>	49	30	11	20	26	8	25	7	1	10	35	6	1	1	229	4.2
<i>Pieris japonica</i>	11	3	9	11	11	20	1	21		18	24	13	4	37	183	3.4
<i>Evodiopanax innovans</i>	4	9	15	80	2	8	24	6	2	12	9	2	1	2	176	3.2
<i>Vaccinium bracteatum</i>	10	4	3	10	9	4	5	10	6	10	6	5	4	4	90	1.7
<i>Ilex pedunculosa</i>	11	7	3	27	1	6	3	1		8	7	1	3	8	86	1.6
<i>Camellia japonica</i>			34	1	2	8		5	8	3		5	1	1	68	1.2
<i>Smilax china</i>	5	4	10	12	1	1	4			1	4	1	5	4	52	1.0
<i>Quercus glauca</i>	3	4		3	2		8	3	1	7			12	3	46	0.8
<i>Ilex crenata</i>	1		9	13		1	1			3	2		3		33	0.6
<i>Vaccinium Oldhamii</i>	6	1		1	6	6				1	5			1	27	0.5
<i>Juniperus rigida</i>	9	5									2				16	0.3
<i>Photinia glabra</i>	4	4					5	1		1					15	0.3
<i>Abelia spathulata</i>	3					2				2	4		1		12	0.2
<i>Quercus serrata</i>		1		7	1		2								11	0.2
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>					1		4	1	1	1	2				10	0.2
<i>Vaccinium japonicum</i>						1	7			1					9	0.2
<i>Vaccinium smallii</i>									6			1			7	0.1
<i>Viburnum erosum</i>			3												3	0.1
<i>Castanea crenata</i>				1			1				1				3	0.1
<i>Symplocos prunifolia</i>				1			1		1						3	0.1
<i>Osmanthus heterophyllus</i>						1	1	1							3	0.1
<i>Illicium anisatum</i>										3					3	0.1
<i>Castanopsis cuspidata</i>							1			2					3	0.1
<i>Prunus Grayana</i>										1					1	0.0
<i>Styrax japonica</i>				1											1	0.0
<i>Pourthiaea villosa</i>		1													1	0.0
<i>Clethra barbinervis</i>									1						1	0.0
<i>Rhamnus crenata</i>							1								1	0.0
<i>Lindera umbellata</i>									1						1	0.0
Total	308	383	530	852	189	457	581	236	216	492	389	205	424	193	5455	100.0

Blanks indicate null.

The numbers of aboveground stems per plot (144m^2 in area) are shown.

3. 灌木層

3. -1. 種構成及び類似度

Table 5 に、灌木層の種構成を示してある。14プロット全体で、36種が出現し、5,455本の地上茎が見られた。最も優占的な種はヒサカキ (*Eurya japonica*) であり、全体の23.7%を占めた。以下コバノミツバツツジ、サカキ (*Cleyera japonica*)、ネジキ (*Lyonia ovalifolia*)、ウスノキ、アオスギ、ヒノキ、ヤマウルシ、そしてモチツツジといった樹種が続き、これら8種で全地上茎数の約85%を占めた。

Table 6 は、林床木層と同じくMorisitaの C_h 指数によって、プロット間における種構成の類似度を示したものである。 C_h 値は0.495から0.975 まで変動し、その平均値と変動係数は0.78と

12.5%であった。林床木層の平均値と変動係数を比べると、平均値は林床木層（0.568）より灌木層の方が0.2以上も高くなり、変動係数は林床木層（39.8%）より灌木層の方がかなり低くなっている。灌木層の C_h 値が高かったことから、灌木層における各プロットの種構成とその配分様式

Table 6. Similarity values between plots for the shrub layer.

plot	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	-	.9178	.8858	.8814	.7917	.7929	.7547	.7290	.5800	.6780	.8610	.6862	.7243	.7214
2		-	.8273	.8884	.6367	.7966	.8441	.7351	.5677	.6654	.7469	.7190	.7320	.6977
3			-	.9336	.7546	.9627	.8247	.8531	.7233	.7744	.9239	.8516	.8133	.7722
4				-	.7466	.8834	.8552	.7768	.7150	.8040	.8895	.7251	.8244	.7906
5					-	.7908	.6381	.8538	.7972	.8052	.8960	.6868	.4954	.5931
6						-	.8560	.9378	.7947	.8578	.9392	.9571	.7665	.8040
7							-	.7791	.6351	.7487	.8557	.7669	.7618	.8046
8								-	.7812	.8027	.8899	.9336	.5335	.7142
9									-	.9750	.7639	.7477	.6452	.6210
10										-	.8365	.7928	.7495	.7741
11											-	.8228	.7471	.8368
12												-	.6395	.7177
13													-	.8307

Plots are arranged along the mixing-ratio gradient. Similarity values were calculated by Morisita's C-randa index.

の違いが、林床層におけるそれらより小さいということを示唆している。

3. -2. 多様性

Fig. -5 は、光勾配を示す混交比勾配上における種多様性 (H')、一様性 (J')、そして種数 (S) の変化を示したものである。 H' は2.44から3.41の間で変動し、平均は3.15となり、かなり高い値を示した。 J' は0.61から0.83 まで変動し、平均0.75となった。 S は15から24まで変動し、平均18.4 となった。これら三指数は光勾配上において一定値を保つ傾向を示した。つぎに、攪乱勾配上における多様性の変化をみると、こちらも種多様性、一様性、そして種数ともに攪乱勾配に対し値の変化を示さず、ほぼ一定となった (Fig. -6)。

以上のように、灌木層の種多様性は、多様性指数ともに二つの勾配に対し、大きな変化を示さないことがわかった。このことから、灌木層は、構造的には、林床層より比較的安定した群集であり、機能的には、環境の変化に対して多様性を安定させる何らかの調節機構をもっている群集であることがうかがえる。

3. -3. 個体群の反応

Fig. -7 は、混交比勾配上における優占的 8 種の種個体群の反応を相対頻度によって示したものである。いずれの種個体群もプロット間でかなり変動したが、モチツツジ (Rm) ($r_s = -0.54$, $p < 0.05$) とネジキ (Lo) ($r_s = -0.78$, $p < 0.01$) の 2 種が減少傾向を示しただけで、他の 6 種は一定の相対密度を保った。つぎに、攪乱勾配上における上記 8 種の反応を見ると (Fig. -8), ウスノキ (Vh) ($r_s = 0.652$, $p < 0.01$) とコバノミツバツツジ (Rr) ($r_s = 0.491$, $p < 0.05$) が有意な増加傾向を示しただけで、他の 6 種は大きな変化を示さず一定値を保つ傾向を示した。

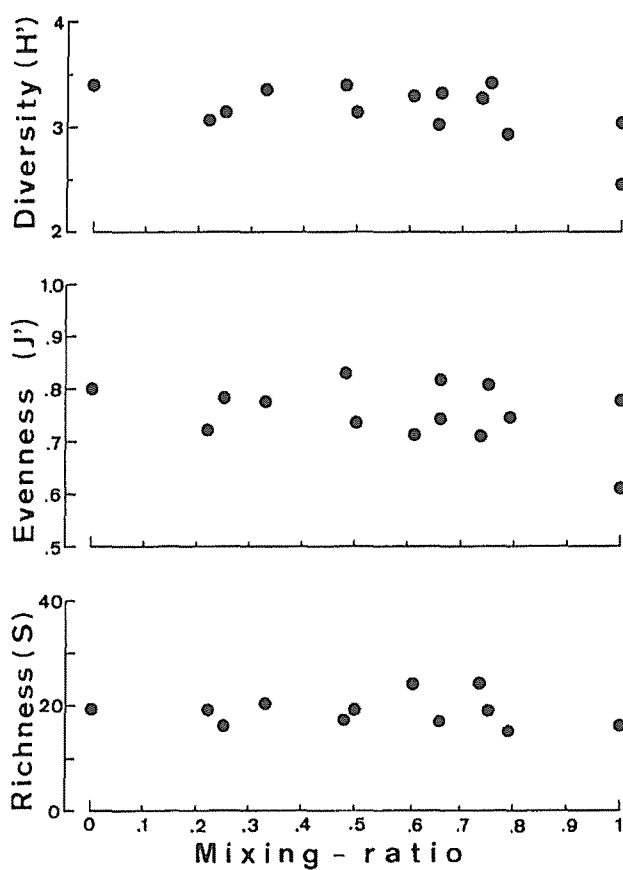


Fig. - 5 Changes in diversity, evenness, species richness in the shrub layer along the mixing-ratio gradient.

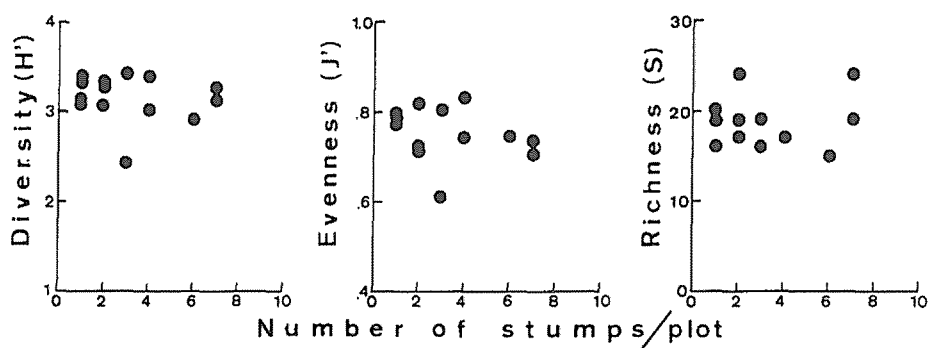


Fig. - 6 Changes in diversity, evenness, species richness in the shrub layer along the disturbance gradient.

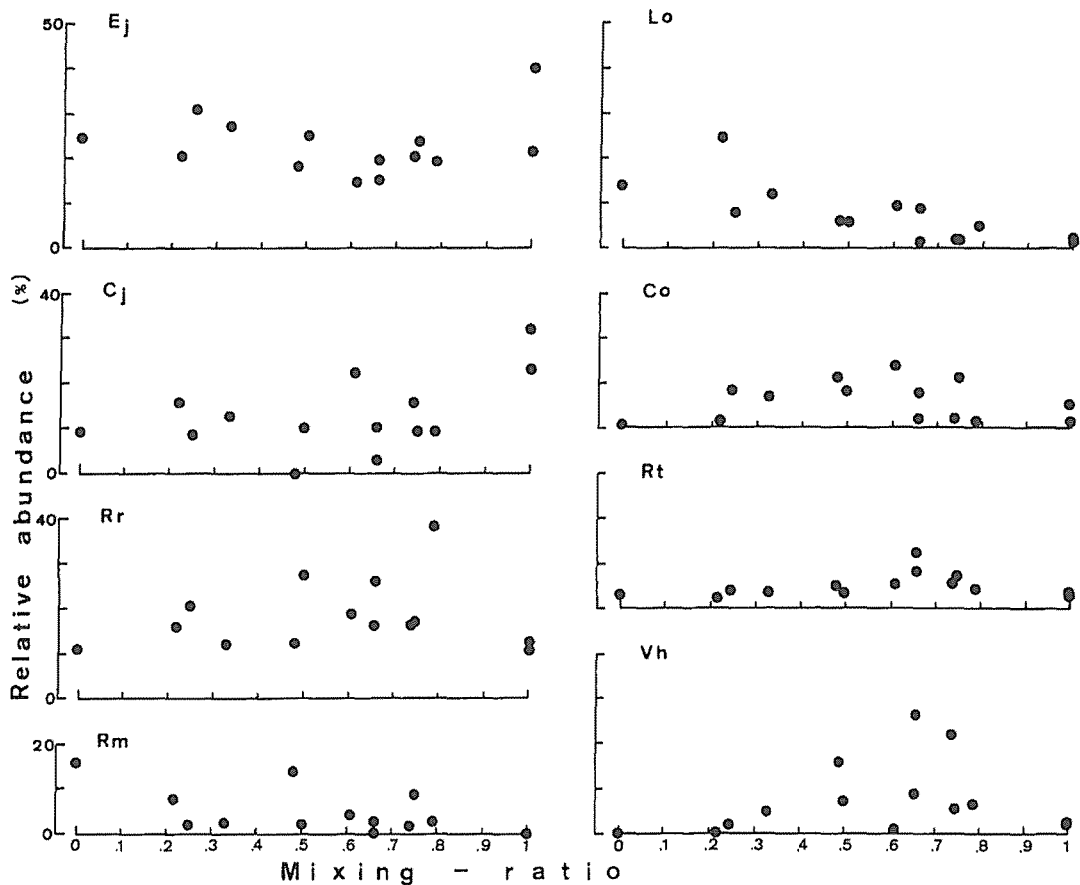


Fig. -7 Population responses of eight species in the shrub layer along the mixing-ratio gradient. Ej: *Eurya japonica*, Cj: *Cleyera japonica*, Rr: *Rhododendron reticulatum*, Rm: *Rhododendron macrosepalum*, Lo: *Lyonia ovalifolia*, Co: *Chamaecyparis obtusa*, Rt: *Rhus trichocarpa*, Vh: *Vaccinium hirtum*

考 察

植物の種多様性の変化を扱った研究は数多く見られるが、光勾配上における変化を扱ったものは殆ど見られず、乾湿勾配 (11,12,13) や遷移系列 (14,15,16,17) に沿っての変化を調べたものに限られている。これらの研究によって明かにされている特徴は、遷移の進行にともない種多様性は変化するということであり、乾湿勾配の中程で最大になるということである。しかしながら、本研究における灌木層の種多様性は、林冠木が形成している光勾配上においてはほぼ一定の値を保つ傾向を示した。ふつう、種個体群は環境勾配上において、“正規分布”的な密度変化を示すことが知られており (11,18)、また、ニッチ分化によって競争を抑制するように曲線が棲み分けることが言われている (19)。しかしながら、緩い減少傾向を示したネジキとモチツツジを除いて灌木層の種個体群の殆どは光勾配を表す混交比勾配上において正規分布的な密度変化を示さず、また樹種間において棲み分けるような反応を示さなかったことから、明確な優占種が存在しなかったこと (高い類似度指数の平均値に反映されている) が種多様性の一定化をもたらしたものと

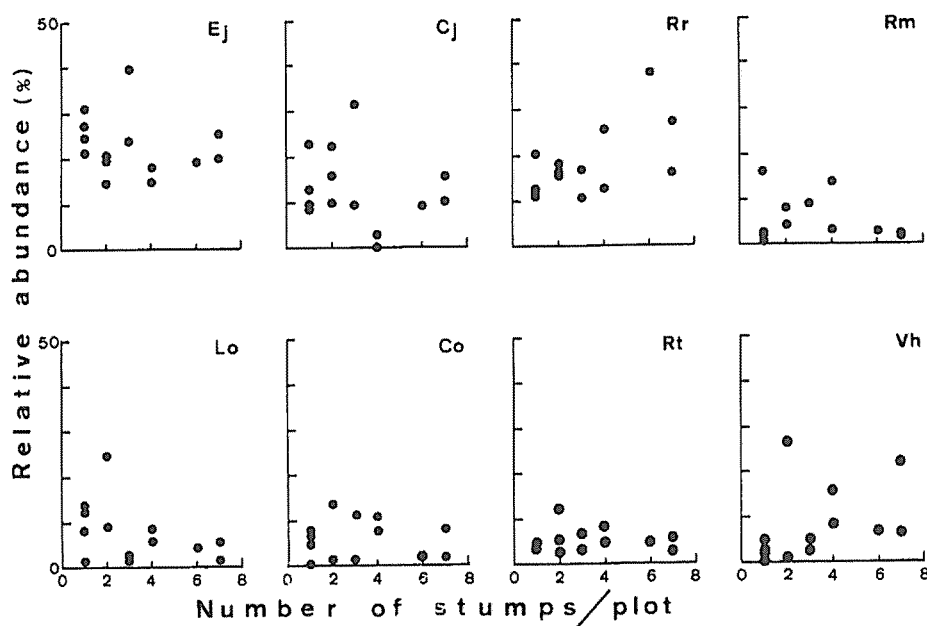


Fig. -8 Population responses of eight species in the shrub layer along the disturbance gradient.

Abbreviations of plant names are the same as in Fig.-7.

推察される。また、攪乱勾配に対しても、ウスノキとコバノミツバツツジが増加傾向を示しただけで他の6種は一定していたが、混交比勾配上と同様、殆どの樹種が攪乱勾配上において一定密度を保ったことが種多様性の一定化をもたらしたものと推察される。灌木層の殆どは、この地域の若令の二次林において頻出する樹種によって構成されていたことから、それぞれの樹種の遷移系列上の位置は類似していると考えられ、このことが優占種の不在を招いたのかもしれない。

本研究における灌木層の種数は混交比勾配上において殆ど変動せず一定の種数を保っていた。Kuusipalo (20) は、マツ (*Pinus sylvestris*) とトウヒ (*Picea abies*) の混交比勾配上における下層種の種数変化を調べ、マツの優占度が増すにつれて種数が減少することを報告している。また、Adams and Anderson (13) は、若木の種多様性が水分勾配の両端に向けて減少し、この傾向には種数の減少が関わっていることを報告している。環境圧の厳しい方に向けて種数が減少するのであれば、灌木層の種数の一定化傾向も種多様性の一定化に貢献している可能性がある。

混交比勾配と攪乱勾配に対する林床木層と灌木層の種多様性の反応は異なった。これは、光合成能力といった生理学的な違いあるいは樹形や樹冠形といった体制的な違いによって引き起こされているのかも知れない。壽元・武田 (21) は、異なった光環境を林冠下に形成しているアカマツ林とヒノキ林に生育するヒノキ若木の樹冠形態を調べた。そして、明るいアカマツ林下では複層的な樹冠形態が見られるのに対して、暗いヒノキ林下では単層的な樹冠形態が見られることを報告した。庇陰に対して樹木の樹冠が傘型化することはよく知られているが、林床層の個体に比べてサイズが大きく三次元的（立体的）な樹冠を発達させている灌木は、林冠木であるアカマツとヒノキが形成している光勾配に対して、樹冠形態を変えて個体を維持していることがうかがえる（壽元 未発表データ）。また、経時的に変わっていくギャップ内の暫定的で不安定な光環境

では、新たな地上茎を伸ばし灌木サイズ（3～4 m）まで成長し体制を整えるのは難しくなると思われる、樹冠を構成する芽などの数やサイズを暫定的に増やすといった樹冠内調節（22）によって対処しているために、殆どの樹種は攪乱発生に対して反応を示さなかったと考えられないだろうか。一方、サイズの小さい林床層の個体（30cm以下）はギャップ内の暫定的な光環境下においても、急速に発芽・成長し即座に体制を整えることによって数多くの地上茎を確保できる（平面的な樹冠拡大）ために、攪乱発生に反応しやすくなると考えられないだろうか。このように考えると、林床層と灌木層の種多様性の反応の違いも説明し易い。

一般に、林冠木の倒木などによって林冠層に疎開部が形成されると、光が下層あるいは林床にまで到達するようになり、侵入種などの侵入・定着が促されることは広く知られている。ウスノキは、攪乱が少ない林分において僅かしか存在しておらず（Table 2）、攪乱勾配に対して増加したことから、アカマツの枯死によって形成された林冠ギャップに侵入・定着する侵入樹種であることがうかがえる。しかし、調査を行った時点では、林冠層は十分に閉鎖していた。すると、過去に攪乱にともない定着したと思われるウスノキが、その時の状態に近い密度を保ちながら、既に閉鎖してしまっている林冠下においても存在していることになる。侵入種は経時的に消滅するという一般的な傾向と矛盾しているように思える。

アカマツ・ヒノキ林の異なる光環境下に生育しているヒノキ若木の樹冠形態は異なっていることは先に述べたが、この樹冠形態の可塑性の発達が庇陰下での耐忍や個体の維持・存続のうえで大きな役割を果たしていることが確認されている（23）。アカマツ・ヒノキ林において、攪乱の発生にともなって侵入・定着するウスノキにも、樹冠形態の違いが森林の内外で観察された。調査した時点では攪乱発生から10年弱しか経過していなかったことから、ウスノキも既に閉鎖してしまった林冠下において、樹冠可塑性によってある程度は耐忍し存続するために攪乱勾配に反応したと考えれば、先ほど矛盾していると言ったウスノキの挙動も理解し易い。

以上の考察から、アカマツ・ヒノキ林における下層樹木の群集や個体群の構造形成に、個体レベルの樹冠可塑性や樹高などの体制が関わっている可能性を指摘してきた。こうした灌木の樹冠の可塑性や体制に関しては別の機会に報告したい。

引用文献

- 1) 吉岡邦二（1958）日本松林の生態学的研究. 日本林業技術協会
- 2) Numata, M. (1969) Progressive and retrogressive gradient of grassland vegetation measured by degree of succession. *Vegetatio* 19. 96-127
- 3) 豊原源太郎・奥田敏統・福島昭郎・西浦宏明（1986）松枯れに伴う宮島の森林植生の変化. *日生態会誌* 35. 609-619
- 4) 達良俊・大沢雅彦（1992）都市景観域における放棄アカマツ植林の二次遷移とアカマツの一斉枯死による影響. *日生態会誌* 42. 81-93
- 5) 関西地区林業試験研究機関連絡協議会（1975）アカマツ・ヒノキ混交林に関する研究.
- 6) 日本林業調査会（1986）天然林施業と複層林施業.
- 7) 赤井龍男・坂上俊郎・大野次郎（1977）アカマツ・ヒノキ・広葉樹混交林の構造と二次遷移. *京大演習林報告* 49. 64-80
- 8) 四手井綱英編（1963）アカマツ林の造成. 地球出版
- 9) 河原輝彦・山本久仁雄（1986）ヒノキ・アカマツ混交林に関する研究（III）混交林の材積について. *日林誌* 68. 327-332
- 10) Morisita, M. (1959) Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E* 3. 65-80

- 11) Whittaker, R. H. (1967) Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42. 207-264
- 12) Bell, T. D., del Moral, R. (1977) Vegetation gradients in the streamside forest off Hickory Creek, Will County, Illinois. *Bull. Torrey Bot. Club* 104. 127-135
- 13) Adams, D. E. and Anderson, R. C. (1980) Species response to moisture gradient in central Illinois forests. *Amer. J. Bot.* 67. 381-392
- 14) Reiners, W. A., Worley, I. A., Lawrence, D. B. (1971) Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 52. 55-69
- 15) Shafi, M. I., Yarranton, G. A. (1973) Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession. *Ecology* 54. 897-902
- 16) Tramer, E. J. (1975) The regulation of plant species diversity on an early successional old-field. *Ecology* 56. 905-914
- 17) Bazzaz, F. A. (1975) Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56. 485-488
- 18) Whittaker, R. H. (1975) *Communities and ecosystems*. (2nd ed.) The Macmillan Company, New York
- 19) Whittaker, R. H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147. 250-260
- 20) Kuusipalo, J. (1985) An ecological study of upland forest site classification in southern Finland. *Acta Forestalia Fennica* 192. 1-77
- 21) 嵯元道徳・武田博清 (1989) 天然生アカマツ・ヒノキ林におけるヒノキ下層木の樹冠形態の可塑性とその更新. 100回日林論 : 345-346
- 22) 嵯元道徳・佐藤修一・渡辺康弘 (1992) 針広混交林の異なった光環境下におけるトドマツ若木の樹冠の構造と動態. 103回日林論
- 23) Sakimoto, M., Takeda, H. (準備中) Crown architecture and survival of *Chamaecyparis obtusa* sapling in contrasting light environments of a natural coniferous mixed forest.

Résumé

The species diversity and population response of understory woody plants were studied in a natural coniferous forest which has been damaged by pine nematodes for the past decade. A light gradient was formed in the understories, from the dominating stand of *Pinus densiflora* to that of *Chamaecyparis obtusa*. The number of stumps found on forest floor was evaluated as an environmental factor indicating the gradient of disturbance. Populations of understory woody plants were divided into ground layer (height ≤ 30 cm) and shrub layer ($30 < \text{height} \leq 450$ cm). The response of species populations and the change in species diversity of both layers in relationship to light and disturbance gradients were examined using Shannon-Weaver's formula.

The species diversity of the ground layer did not relate to light but rather disturbance gradients. This was mainly attributable to the monopoly resulting from the drastic increase of *Vaccinium hirtum* with disturbance. On the other hand, the species diversity of the shrub layer related neither to light nor to disturbance gradients. Little trend of diversity of the shrub layer was due to the existence and constancy in abundance of major species along the two gradients.

Differences in response of species diversities and populations to two gradients were discussed in relation to plasticity in crown form and to sizes such as tree height.